



草地贪夜蛾幼虫对四种刺激物质的味觉感受和取食选择

侯文华^{1, #}, 孙龙龙^{1, #}, 马 英², 孙惠婉³, 张佳佳¹,
白润娥¹, 赵新成¹, 汤清波^{1, *}

(1. 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002; 2. 河南农业大学农学院, 郑州 450002;

3. 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002)

摘要:【目的】为了筛选有效的草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 幼虫取食激食素和抑制剂并探究其味觉感受机理, 为生态防治草地贪夜蛾提供理论和实践上的依据。【方法】利用单感受器记录法测定草地贪夜蛾 5 龄第 2 天幼虫下颚外颚叶上中栓锥感器和侧栓锥感器对不同浓度的蔗糖、黑芥子苷、单宁酸和盐酸奎宁 4 种刺激物质的电生理反应, 并采用二项叶碟法测定草地贪夜蛾幼虫对这些刺激物质的取食选择行为。【结果】草地贪夜蛾幼虫中栓锥感器和侧栓锥感器内均存在对蔗糖、黑芥子苷和单宁酸敏感的味觉受体神经元, 但是神经元的活性随着刺激物的种类及浓度而变化。其中, 两类感器内神经元对蔗糖和黑芥子苷的反应均呈现典型的浓度梯度反应。中栓锥感器内存在对盐酸奎宁敏感的味觉受体神经元, 但是呈现逆浓度梯度的反应模式, 侧栓锥感器内不存在对盐酸奎宁敏感的神经元。蔗糖显著诱导幼虫的取食行为, 而盐酸奎宁、黑芥子苷和单宁酸均抑制幼虫的取食行为, 且都呈现浓度梯度的抑制活性。【结论】草地贪夜蛾幼虫中栓锥感器和侧栓锥感器内均存在对取食激食素和抑制剂敏感的味觉受体神经元, 但是两类感器不论在反应谱上还是敏感性上均存在差异。蔗糖可以作为取食激食素, 盐酸奎宁、黑芥子苷和单宁酸可以作为取食抑制剂的有效候选物质。幼虫对蔗糖、黑芥子苷和单宁酸的味觉反应在一定程度上解释了其取食选择行为的味觉基础。本研究为草地贪夜蛾的生态防治提供了味觉信息。

关键词: 草地贪夜蛾; 激食素; 抑制剂; 味觉电生理; 取食选择

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2020)05-0545-13

Gustatory perception and feeding preference of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to four stimuli

HOU Wen-Hua^{1, #}, SUN Long-Long^{1, #}, MA Ying², SUN Hui-Wan³, ZHANG Jia-Jia¹, BAI Run-E¹, ZHAO Xin-Cheng¹, TANG Qing-Bo^{1, *} (1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 3. College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: 【Aim】The aim of this study is to screen effective phagostimulants and deterrents, and to explore the gustatory perception mechanism of *Spodoptera frugiperda* larvae, so as to provide theoretical and practical references for the ecological control of the pest. 【Methods】The single sensillum recording technique was used to investigate the electrophysiological characteristics of the medial sensillum

基金项目: 国家自然科学基金项目(31672367, 31861133019); 河南省科技攻关项目(202102110072)

作者简介: 侯文华, 女, 1993 年 4 月生, 河南项城人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: wenhuahou@163.com; 孙龙龙, 男, 1997 年 3 月生, 河南临颍人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生理, E-mail: sunlonglong0313@163.com

共同第一作者 Authors with equal contribution

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: qingbotang@126.com

收稿日期 Received: 2019-12-30; 接受日期 Accepted: 2020-04-03

styloconicum and the lateral sensillum styloconicum located on the maxillary galea of mouthparts of the day-2 5th instar larvae to four stimuli of sucrose, sinigrin, tannic acid, and quinine hydrochloride at different concentrations. The two-choice feeding assay was used to investigate the feeding choice of *S. frugiperda* larvae to these stimuli. 【Results】 Both the medial sensillum styloconicum and the lateral sensillum styloconicum of *S. frugiperda* larvae consist of gustatory receptor neurons sensitive to sucrose, sinigrin and tannic, with the responding activities of neurons changing based on stimuli and concentrations. However, the quinine hydrochloride only elicited electrophysiological responses of the medial sensillum styloconicum but not the lateral sensillum styloconicum. The responses of gustatory receptor neurons in both the medial and lateral sensilla styloconica to sucrose and sinigrin showed typical dose-dependent patterns, while the response of quinine hydrochloride to the medial sensillum styloconicum showed a reverse dose-dependent pattern. The results of behavioral choice showed that sucrose significantly induced the feeding choice of *S. frugiperda* larvae, while sinigrin, tannic and quinine hydrochloride inhibited their feeding choice in a dose-dependent pattern. 【Conclusion】 Gustatory receptor neurons housed in both the medial and lateral sensilla styloconica of *S. frugiperda* larvae respond to phagostimulants and deterrents. The two types of sensilla demonstrate different responding patterns in response spectrum and responding activities. Sucrose can be regarded as one candidate compound of phagostimulants, while quinine hydrochloride, sinigrin and tannic acid can be regarded as the candidate compounds of deterrents. The gustatory responding profiles of larvae may contribute to determining their feeding preference for these compounds. This study provides gustatory information for the ecological control of *S. frugiperda*.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; phagostimulant; deterrents; gustatory electrophysiology; feeding preference

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (鳞翅目:夜蛾科), 又名秋黏虫, 是一种世界性的农业害虫, 具有食性杂、食量大、迁飞性和暴发性的特点, 主要取食玉米、水稻、小麦、高粱和马铃薯等农作物, 作物受害后一般减产 20% ~ 30%, 严重时造成绝收 (Todd and Poole, 1980; Johnson, 1987; FAO, 2018; 郭井菲等, 2018; 吴秋琳等, 2019)。作为一种迁飞性昆虫, 草地贪夜蛾自 2019 年 1 月入侵中国云南以来, 迅速向临近及北方省份扩散。2019 年, 在全国已有 26 个省份发现草地贪夜蛾成虫, 22 个省份查见幼虫, 核实发生面积 140 多万 ha。由于预警、检测和防控得当, 2019 年草地贪夜蛾尚未对我国的农作物尤其是玉米造成重大损失, 但是其对国内农作物潜在的威胁性依然较高 (吴秋琳等, 2019; 张磊等, 2019a)。因此, 揭示其为害机制, 进而利用各种防治措施综合防治草地贪夜蛾显得更加重要。

草地贪夜蛾幼虫主要以咀嚼式口器取食农作物叶片等器官和组织, 而味觉系统在昆虫幼虫的取食行为过程中起着重要的作用 (Schoonhoven *et al.*, 2005)。根据植物组织中代谢物质对昆虫的作用可以把多数植物代谢物质分为激食素 (phagostimulants) 和

抑制剂 (deterrents) 两类, 激食素是指能刺激昆虫取食的物质, 如糖、肌醇、氨基酸及寄主植物个别特异性次生代谢物等; 抑制剂指的是抑制、阻碍取食的物质, 如寄主植物的多数次生代谢物等 (Simmonds and Blaney, 1991; Bernays and Chapman, 2001)。因而, 筛选和研发以幼虫味觉为靶标的取食抑制剂或激食素则可以作为生态防治草地贪夜蛾的重要措施之一。对于鳞翅目昆虫幼虫, 口器下颚外颚叶上存在两对栓锥形感器 (sensillum styloconicum)——中栓锥形感器 (medial sensillum styloconicum) 和侧栓锥形感器 (lateral sensillum styloconicum), 每个感器内存在 3 ~ 5 个功能不同的味觉受体神经元 (gustatory receptor neurons, GRNs) (Mitchell *et al.*, 1999; Tang *et al.*, 2014), 一般包括 1 个对糖等激食素敏感的味觉受体神经元和 1 个对苦味物质等抑制剂 (deterrents) 敏感的味觉受体神经元, 这些神经元的活性往往决定了昆虫幼虫的取食选择行为 (Bernays *et al.*, 2000; Schoonhoven and van Loon, 2002; Sollai *et al.*, 2014)。

不同种昆虫即使是近缘种昆虫的味觉感受也存在差异, 如实夜蛾亚科 (*Heliothinae*) 两近缘种昆虫棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟青虫 *Helicoverpa*

assulta 幼虫 (Tang *et al.*, 2000)、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 与其近缘种昆虫 *Heliothis subflexa* 幼虫 (Bernays *et al.*, 2000)、凤蝶科 (Papilionidae) 两近缘种昆虫科西嘉凤蝶 *Papilio hospiton* 和金凤蝶 *Papilio machaon* 幼虫 (Sollai *et al.*, 2014) 味觉感器的化学感受特征均存在显著差异。但是关于草地贪夜蛾幼虫味觉化学感受的基础研究鲜有报道,除了早期有学者发现一些含有萘环和呋喃环侧链的化学物质对草地贪夜蛾幼虫有一定的拒食作用,但是这些物质的拒食作用与幼虫的电生理活性关系不显著 (Blaney *et al.*, 1988)。本研究以草地贪夜蛾幼虫为研究目标,测定和分析幼虫对几种常见的激食素和抑制剂的电生理反应和取食选择行为,为筛选有效的草地贪夜蛾取食激食素和抑制剂及阐明草地贪夜蛾外周味觉感器的感受模式,从而为该害虫生态防治提供理论和应用上的依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试草地贪夜蛾采自郑州周边地区,在实验室内人工饲养,饲养环境条件为:温度 27℃,相对湿度 75%,光周期 14L: 10D。幼虫取食选择行为为介质植物叶片为辣椒叶,品种为洛椒新五号 (洛阳市诚研种业有限公司),辣椒室内种植,光周期 16L: 8D,植物生长至 30 cm 时采摘叶片用于行为测试。

蔗糖 (sucrose) 购自 Sangon Biotech 公司,纯度为分子生物学级;黑芥子苷 (sinigrin) 购自 Sigma-Aldrich 公司,纯度大于 99%;单宁酸 (tannic acid) 和盐酸奎宁 (quinine hydrochloride) 购自罗恩公司,纯度均大于 99%;氯化钾 (potassium chloride) (分析纯) 购自天津市华东试剂厂,蒸馏水为溶剂,溶液现配现用。

1.2 味觉感器电生理反应的测定

电生理测试物质为蔗糖溶液、黑芥子苷溶液、单宁酸和盐酸奎宁溶液,4 种溶液均以 2 mmol/L KCl 溶液为电解质母液。前三者的浓度梯度均为 0.1, 1 和 10 mmol/L,盐酸奎宁的测试浓度梯度分别为 0.01, 0.1 和 1 mmol/L。浓度设置不同的原因是由于前三者在预试验时发现 0.01 mmol/L 时诱导的反应已经与对照类似,而盐酸奎宁在 0.01 mmol/L 时诱导的反应较高。

幼虫味觉感器对化学物质的电生理测定利用单感受器记录 (single sensillum recording) (van Loon,

1990; Roessingh *et al.*, 1999)。测定时取 5 龄第 2 天的幼虫,饥饿约 4 h 后切去幼虫胸部第 1 腹节后的躯体,保留幼虫头部和第 1 胸节;然后将银丝电极一端弯成汤匙形,从幼虫胸部的切口处轻轻插入头部;玻璃电极的一端连接到信号放大器和味觉探头 (PTP-1),另一端在微动操作仪的帮助下套在味觉感器 (中栓锥或侧栓锥) 的端部,轻触脚踏板激活电路,反应时间为 2 s,并利用 Autospike (Syntech, 荷兰) 软件记录反应电位,每两次操作间隔至少 2 min。反应电位的分类及频率利用 Autospike 软件进行分析,记录感受器刺激物刺激后第 1 秒内的所有电位 (总反应) 及每一类电位的数目,根据一类电位对应 1 个活性神经元的原则,鉴定每一次刺激诱导的每一个活性神经元的反应频率。每一种物质至少测定 7 头幼虫。

1.3 幼虫取食选择行为

草地贪夜蛾幼虫的取食选择行为采用二项叶碟法 (汤清波和王琛柱, 2007) 测定。试验前,选取刚进入 5 龄第 2 天幼虫饥饿 4 ~ 6 h。测试时,准备若干直径为 12 cm 的培养皿,皿内放入蒸馏水湿润过的滤纸;再摘取新鲜一致的辣椒叶片,清洗干净和晾干后,用直径 1 cm 的打孔器将叶片制成叶碟,将叶碟分为对照组和处理组两组,处理组叶片和对照组叶片分别用处理溶液和对照溶液浸泡 20 min,再小心取出稍微晾干后放置在培养皿内的周缘,两组叶碟以 ABABABAB 的顺序沿滤纸边缘等距离放置,标记每组叶碟的位置;最后将饥饿过的幼虫放置在滤纸中央,每个培养皿内放置 1 头。幼虫开始取食后,间断观察幼虫的取食动态,对于每一头幼虫,无论是首先取食处理叶片或对照叶片的约 1/2 面积时,停止该头幼虫的取食并将其移出培养皿,测量该培养皿中处理叶片和对照叶片的取食面积。每个处理重复 3 次,每次至少 50 头,一头幼虫只使用 1 次。

利用取食选择指数计算幼虫对处理叶碟和对照叶碟的取食选择差异,计算公式为:

对照叶碟取食选择指数 (P_c) = 皿中对照组叶碟的取食面积/皿中所有叶碟被取食的总面积;

处理叶碟取食选择指数 (P_t) = 皿中处理组叶碟的取食面积/皿中所有叶碟被取食的总面积。

1.4 统计分析

采用 Excel 和 SPSS 19.0 对数据进行统计分析和绘图。首先将获得的各个电生理电位频率数据进行对数转换 [$\lg(x + 1)$], 利用 F 检验检测幼虫栓锥感器类型、刺激物质的浓度及两者相互作用对幼虫

电生理反应的影响;对于刺激物浓度能够显著影响反应频率的物质,再利用单因素方差分析(one-way ANOVA)基础上的 Tukey-HSD 多重比较比较一种栓锥感器对一种物质不同浓度溶液的反应频率差异。分析幼虫的取食选择数据时,首先对获得的每一头昆虫的取食选择指数进行平方根数据转换,再利用成对样本 *t* 检验法(paired-sample *t*-test)比较幼虫对每一组处理叶碟和对照叶碟取食选择指数。

2 结果

2.1 草地贪夜蛾幼虫不同栓锥感器电生理反应模式的总体比较

草地贪夜蛾 5 龄幼虫口器下颚外颚叶上的中栓锥感器和侧栓锥感器的位置和形态如图 1 所示。我们利用单感受器记录法测定了这两类栓锥感器对系列浓度蔗糖、黑芥子苷、单宁酸和盐酸奎宁的电生理

反应,获得的代表性反应电位如图 2 所示。可以看出,除了盐酸奎宁不能诱导幼虫侧栓锥感器较强的反应以外,蔗糖、黑芥子苷、单宁酸均能够诱导中栓锥感器和侧栓锥感器相对较强的反应(图 2),但是不同物质诱导的反应强度不同。其中,10 mmol/L 蔗糖诱导的中栓锥感器和侧栓锥感器最高反应强度分别为 143 和 165 spikes/s, 10 mmol/L 黑芥子苷诱导的中栓锥感器和侧栓锥感器最高反应强度分别为 151 和 194 spikes/s, 10 mmol/L 单宁酸诱导的中栓锥感器和侧栓锥感器最高反应强度分别为 72 和 73 spikes/s, 0.01 mmol/L 盐酸奎宁诱导的中栓锥感器的最高反应强度为 120 spikes/s,但是侧栓锥感器对盐酸奎宁的反应与对照溶液类似。说明除了侧栓锥感器内不存在对盐酸奎宁敏感的味觉受体神经元外,幼虫两类栓锥感器中均存在对这几种物质敏感的味觉受体神经元。

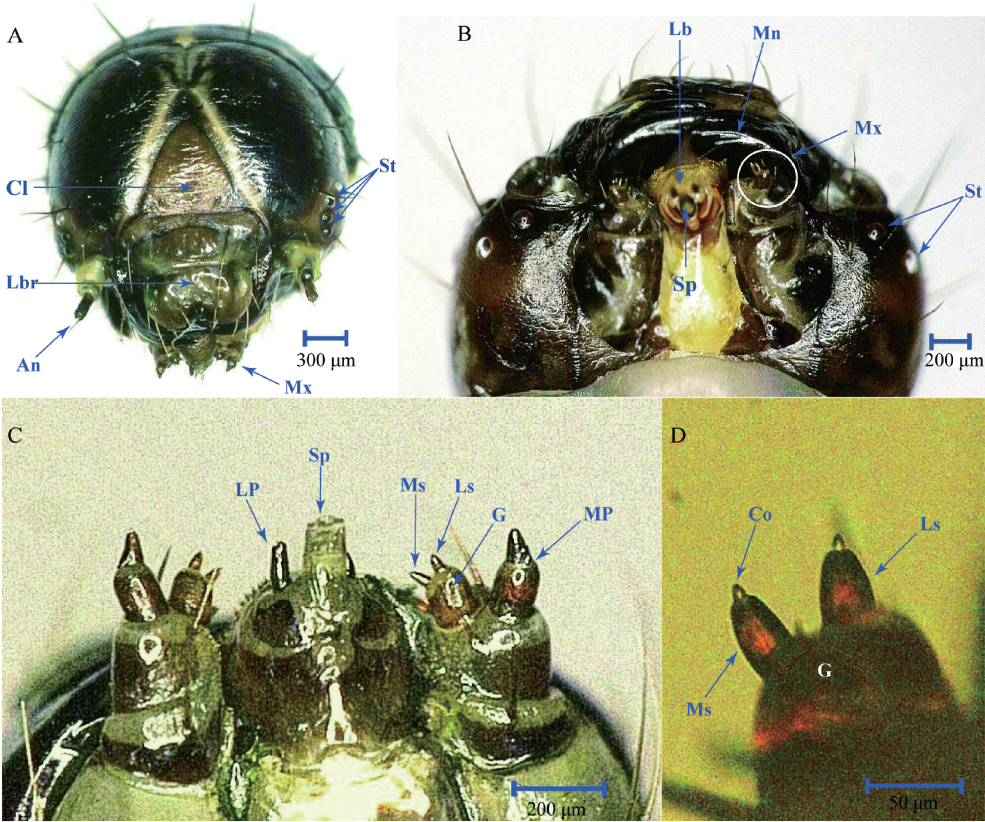


图 1 草地贪夜蛾 5 龄幼虫头部及口器示意图

Fig. 1 Head and mouthparts of the 5th instar larvae of *Spodoptera frugiperda*

A: 头部正面观 Front view of head; B: 头部腹面观 Ventral view of head; C: 下颚腹面观 Ventral view of maxillae; D: 味觉栓锥感器 Gustatory sensillum styloconicum. 利用超景深三维成像系统(VHX-600,基恩士)获得幼虫头部及口器图像。Images of larval head and mouthparts were taken by the Keyence VHX-600 digital microscope. An: 触角 Antenna; Cl: 唇基 Clypeus; Co: 感器圆锥尖端 Conic tip; G: 下颚外颚叶 Galea; Lb: 下唇 Labium; Lbr: 上唇 Labrum; LP: 下唇须 Labial palpus; Ls: 侧栓锥感器 Lateral sensillum styloconicum; Mn: 上颚 Mandible; MP: 下颚须 Maxillary palpus; Ms: 中栓锥感器 Medial sensillum styloconicum; Mx: 下颚 Maxillae; Sp: 吐丝器 Spinneret; St: 侧单眼 Stemmata.

那么,幼虫的中栓锥感器和侧栓锥感器对这些物质的反应模式是否存在差异呢? 利用单变量多因

素方差分析(univariate ANOVA)检测了幼虫锥感器类型和刺激物浓度对反应频率的影响程度。对于系

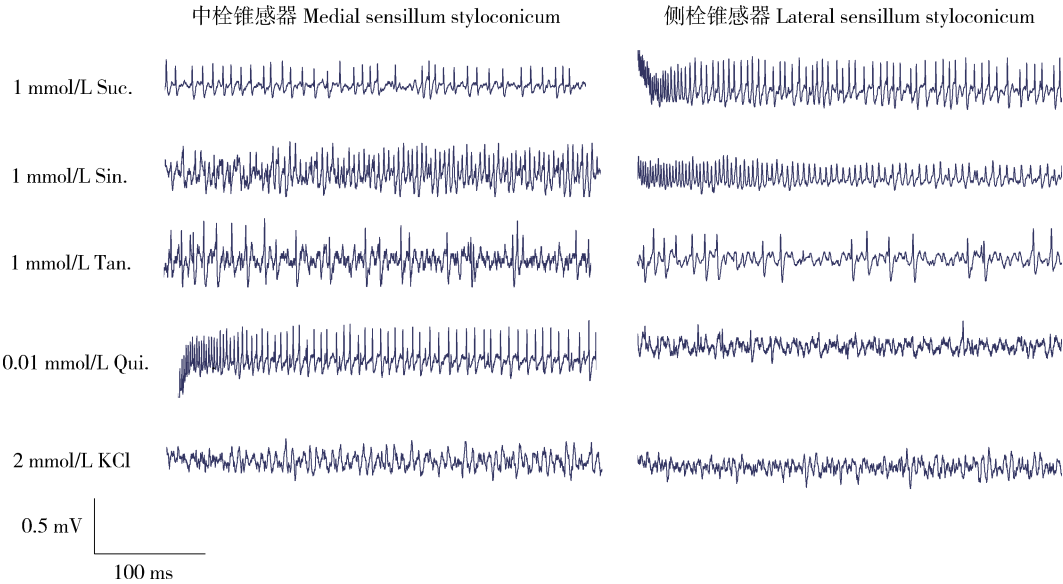


图2 草地贪夜蛾幼虫两类栓锥感器对不同刺激物和抑制剂电生理反应波形图

Fig. 2 Representative traces of electrophysiological activity of the gustatory receptor neurons in both types of sensilla styloconica of *Spodoptera frugiperda* larvae to different phagostimulants and deterrents

图中波形持续时间为500 ms。The duration of each trace was 500 ms. Suc.: 蔗糖 Sucrose; Sin.: 黑芥子苷 Sinigrin; Tan.: 单宁酸 Tannic acid; Qui.: 盐酸奎宁 Quinine hydrochloride.

列浓度蔗糖诱导的反应,结果显示栓锥感器类型(侧栓锥和中栓锥)对总体反应水平影响不显著,但是蔗糖浓度显著影响幼虫的反应频率(感受器类型: $df=1$, $F=3.018$, $P=0.089$; 蔗糖浓度: $df=2$, $F=22.437$, $P<0.001$; 感受器类型 $\times$ 蔗糖浓度: $df=2$, $F=0.413$, $P=0.664$)。同样,幼虫中栓锥感器和侧栓锥感器对不同浓度单宁酸的总体反应水平差异也不显著,但是浓度显著影响单宁酸诱导的反应(感受器类型: $df=1$, $F=0$, $P=0.988$; 单宁酸浓度: $df=2$, $F=21.031$, $P<0.001$; 感受器类型 $\times$ 单宁酸浓度: $df=2$, $F=0.054$, $P=0.948$)。

不同于蔗糖和单宁酸,不同浓度黑芥子诱导幼虫中栓锥感器和侧栓锥感器的总体反应水平存在显著差异(感受器类型: $df=1$, $F=39.671$, $P<0.001$; 黑芥子苷浓度: $df=2$, $F=53.923$, $P<0.001$; 感受器类型 $\times$ 黑芥子苷浓度: $df=2$, $F=7.268$, $P=0.002$)。同样,中栓锥感器和侧栓锥感器对不同浓度的盐酸奎宁的总体反应水平也存在显著差异(感受器类型: $df=1$, $F=112.877$, $P<0.001$; 盐酸奎宁浓度: $df=2$, $F=35.211$, $P<0.001$; 感受器类型 $\times$ 盐酸奎宁浓度: $df=2$, $F=20.181$, $P<0.001$)。

2.2 幼虫中栓锥感器对刺激物质的动态反应

利用 Autospike 软件(Syntech)对获得的每一个

原始反应数据进行分析,以鉴定参与该反应的味觉神经元的性质和数目。结果表明每一种刺激物质溶液激活中栓锥感器内味觉神经元的数目均为3个,但是被激活神经元的性质和反应频率存在差异。蔗糖溶液能够激活中栓锥感器内的神经Ⅰ、Ⅱ和Ⅳ(图3:A),而黑芥子苷、单宁酸和盐酸奎宁则激活中栓锥感器内的神经Ⅰ、Ⅲ和Ⅳ(图3:B, C, D)。根据反应电位的特征,神经元Ⅱ是蔗糖敏感神经元,神经元Ⅲ是抑制剂敏感神经元,神经元Ⅰ和Ⅳ分别是感受水和低浓度盐的味觉神经元。

利用单因素方差分析比较系列浓度的刺激物诱导中栓锥感器内所有活性神经元反应频率总和(总反应)的动态变化以及单一神经元(神经元Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ或Ⅳ)反应频率的动态变化。首先,幼虫中栓锥感器对0.1、1.0和10 mmol/L蔗糖、黑芥子苷和单宁酸的总反应模式类似,均表现为随着刺激溶液浓度升高而感器总反应频率增加的浓度梯度反应模式(图3:A~D,总反应),但是不同刺激物诱导的反应强度存在差异。

对于蔗糖溶液,3个浓度溶液诱导中栓锥感器内所有味觉神经元的总反应频率分别为 49.14 ± 7.88 , 67.00 ± 7.42 和 95.13 ± 8.86 spikes/s,均显著高于2 mmol/L KCl溶液诱导的反应频率(21.83 ± 1.89 spikes/s) ($P<0.001$);10 mmol/L蔗糖溶液诱

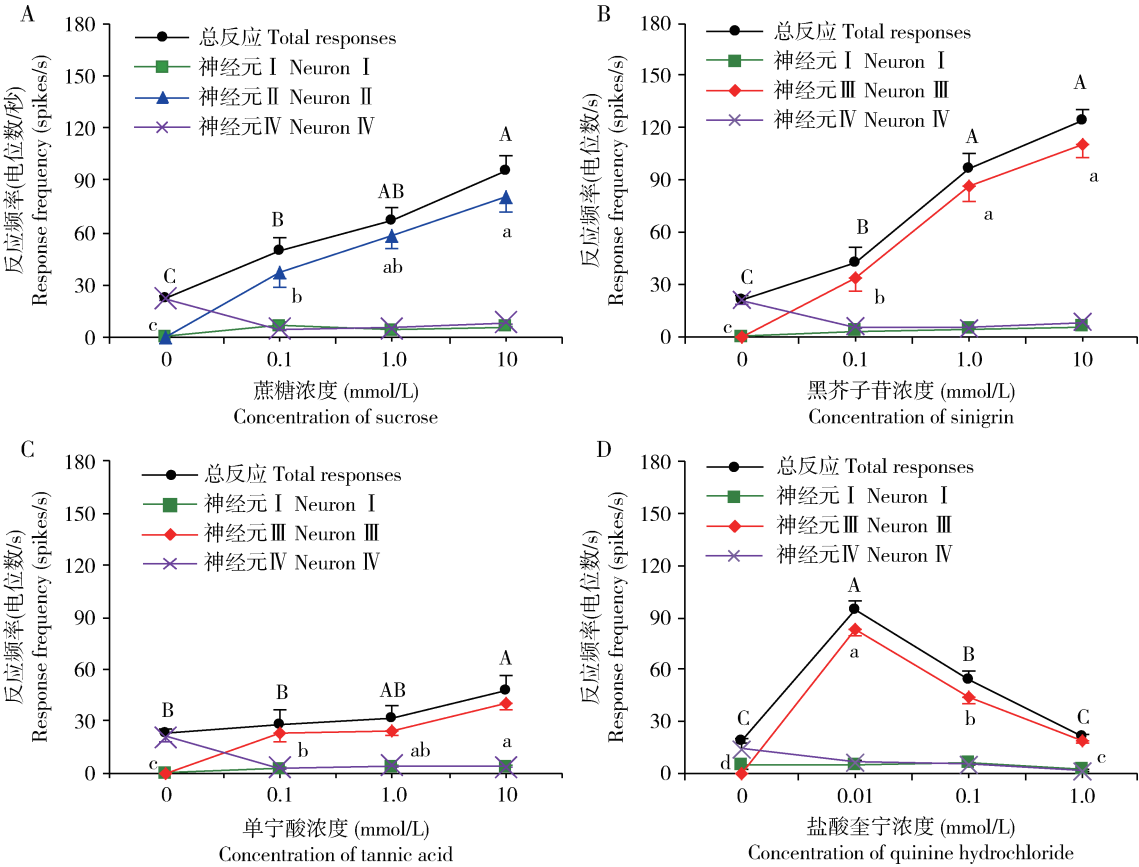


图 3 草地夜蛾 5 龄幼虫中栓锥感器对不同激食素和抑制剂电生理反应
Fig. 3 Electrophysiological response of the medial sensillum styloconicum of the 5th instar larvae of *Spodoptera frugiperda* to different phagostimulants and deterrents

A: 蔗糖 Sucrose; B: 黑芥子苷 Sinigrin; C: 单宁酸 Tannic acid; D: 盐酸奎宁 Quinine hydrochloride. 其中,神经元 I, II, III 和 IV 分别被鉴定为水敏感神经元、糖敏感神经元、抑制剂敏感的神经元和低浓度盐敏感的神经元;刺激物电解质为 2 mmol/L KCl。同一折线上不同大写字母或小写字母表示不同浓度的同种刺激物诱导感受器(总反应)或感受器内的一种神经元的反应频率存在显著差异 ($P < 0.05$, 单因素方差分析基础上的 Tukey-HSD 多重比较)。Neurons I, II, III and IV were identified as the neurons sensitive to water, sugars, deterrents and low-concentration salts, respectively. The 2 mmol/L KCl was used as the electrolyte solution. Different capital letters or lowercase letters in a same curve represent significant difference in mean responses of one type of sensillum or one type of the activating neurons induced by a series of concentrations of one stimulus ($P < 0.05$, one-way ANOVA with a Tukey-HSD test). 图 4 同 The same for Fig. 4.

导的总反应频率显著高于 0.1 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率 ($P = 0.001$),但是 1.0 mmol/L 蔗糖溶液诱导的总反应频率与 10 mmol/L 和 0.1 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率差异均不显著 (10 mmol/L: $P = 0.209$; 0.1 mmol/L: $P = 0.134$) (图 3: A, 总反应)。蔗糖溶液诱导中栓锥感器内神经元 I 和 IV 的反应强度均较低 (图 3: A, 神经元 I 和 IV),而不同浓度蔗糖诱导神经元 II 的反应模式类似于中栓锥感器的总体反应,也呈现典型的浓度梯度反应,10 mmol/L 蔗糖溶液诱导神经元 II 的平均反应频率显著高于 0.1 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率 ($P = 0.002$),且 3 个浓度蔗糖溶液诱导神经元 II 的反应频率均显著高于对照的平均反应频率

($P < 0.05$) (图 3: A, 神经元 II)。
0.1, 1.0 和 10 mmol/L 黑芥子苷溶液诱导中栓锥感器内所有味觉神经元的总反应频率分别为 42.75 ± 8.89 , 101.75 ± 9.35 和 124.29 ± 6.22 spikes/s,也均显著高于对照 KCl 诱导的反应频率 (22.00 ± 1.98 spikes/s) ($P < 0.001$);其中,10 和 1.0 mmol/L 黑芥子苷溶液诱导的反应频率差异不显著 ($P = 0.384$),但均显著高于 0.1 mmol/L 黑芥子苷诱导的反应频率 ($P < 0.001$) (图 3: B, 总反应)。黑芥子苷溶液诱导神经元 I 和 IV 的反应强度均较低 (图 3: B, 神经元 I 和 IV),而不同浓度的黑芥子苷诱导神经元 III 的模式也呈现典型的浓度梯度反应 (图 3: B, 神经元 III)。

相对于蔗糖和黑芥子苷诱导的反应,单宁酸诱导中栓锥感器的总反应强度较低,0.1, 1.0 和 10 mmol/L 单宁酸诱导中栓锥感器内所有神经元的总反应频率分别为 23.33 ± 3.88 , 30.17 ± 3.97 和 47.57 ± 12.41 spikes/s。除了 10 mmol/L 单宁酸诱导的总反应频率显著高于对照 2 mmol/L KCl 诱导的反应频率(20.50 ± 2.05 spikes/s) ($P < 0.001$) 以外,其他两个低浓度蔗糖溶液与 KCl 诱导的反应频率差异不显著($P = 0.272$) (图 3: C, 总反应)。单宁酸溶液诱导中栓锥感器内神经元 I 和 IV 的反应强度均较低(图 3: C, 神经元 I 和 IV),而不同浓度的单宁酸诱导神经元 III 的模式也呈现浓度梯度反应趋势(图 3: C, 神经元 III)。

盐酸奎宁诱导中栓锥感器的反应模式与前面 3 种物质不同,随着盐酸奎宁浓度的升高,中栓锥感器的反应强度降低,呈现逆浓度反应模式。0.01, 0.1 和 1.0 mmol/L 盐酸奎宁诱导中栓锥感器内所有神经元总反应频率分别是 90.93 ± 6.15 , 54.43 ± 4.27 和 21.50 ± 1.56 spikes/s。0.01 和 0.1 mmol/L 诱导的反应频率显著高于 2 mmol/L KCl 诱导的反应频率(19.10 ± 1.39 spikes/s) (均 $P < 0.001$),而 1.0 mmol/L 盐酸奎宁与 KCl 对照溶液诱导的反应频率差异不显著($P = 0.978$) (图 3: D, 总反应)。神经元 III 对 0.01, 0.1 和 1.0 mmol/L 盐酸奎宁的反应频率也呈现逆浓度梯度反应模式(图 3: D, 神经元 III)。

2.3 幼虫侧栓锥感器对刺激物质的动态反应

对于幼虫侧栓锥感器,蔗糖、单宁酸和黑芥子苷均能够激活侧栓锥感器内 3 个神经元的反应,而盐酸奎宁只诱导了 2 个神经元的活性。蔗糖溶液能够激活侧栓锥感器内神经元 I, II 和 IV 的活性(图 4: A),黑芥子苷和单宁酸则激活侧栓锥感器内神经元 I, III 和 IV 的活性(图 4: B, C),而盐酸奎宁溶液只诱导了侧栓锥感器内神经元 I 和 IV(图 4: D)。

比较系列浓度的刺激物诱导侧栓锥感器内所有活性神经元反应频率总和(总反应)的动态变化以及单一神经元(神经元 I, II, III 或 IV)反应频率的动态变化。幼虫侧栓锥感器对 0.1, 1 和 10 mmol/L 蔗糖、黑芥子苷和单宁酸的电生理反应均表现为浓度梯度反应模式,但是不同浓度溶液诱导的反应频率存在差异。对于蔗糖,0.1, 1.0 和 10 mmol/L 溶液诱导的总反应频率依次升高,分别是 53.36 ± 7.74 , 86.18 ± 7.62 和 112.91 ± 7.75 spikes/s,均显著高于对照 2 mmol/L KCl 诱导的反应频率($21.33 \pm$

1.36 spikes/s) ($P < 0.001$); 1.0 和 10 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率差异不显著($P = 0.094$),但二者均显著高于 0.1 mmol/L 蔗糖诱导的反应频率(1.0 mmol/L: $P = 0.013$; 10 mmol/L: $P < 0.001$) (图 4: A, 总反应)。不同浓度蔗糖溶液诱导侧栓锥感器内神经元 I 和 IV 的反应强度均较低(图 4: A, 神经元 I 和 IV),而蔗糖诱导神经元 II 的反应模式类似于侧栓锥感器对蔗糖的总体反应,也呈现典型的浓度梯度反应,10 mmol/L 蔗糖溶液诱导神经元 II 的反应频率显著高于 0.1 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率($P < 0.001$),而 1.0 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率分别与 10 和 0.1 mmol/L 蔗糖溶液诱导的反应频率差异均不显著($P = 0.091$ 和 $P = 0.054$) (图 4: A, 神经元 II)。

对于黑芥子苷溶液,0.1, 1.0 和 10 mmol/L 溶液诱导侧栓锥感器内所有神经元的总反应频率依次显著升高,分别是 91.92 ± 7.65 , 127.21 ± 6.36 和 157.36 ± 3.72 spikes/s,均显著高于 2 mmol/L KCl 诱导的反应频率(25.87 ± 2.92 spikes/s) (均 $P < 0.001$); 0.1 mmol/L 黑芥子苷溶液诱导的总反应频率显著低于 1.0 mmol/L 诱导的反应频率($P < 0.001$),1.0 mmol/L 黑芥子苷溶液诱导的总反应频率显著低于 10 mmol/L 诱导的反应频率($P = 0.002$) (图 4: B, 总反应)。不同浓度黑芥子苷溶液诱导侧栓锥感器内神经元 I 和 IV 的反应强度均较低(图 4: B, 神经元 I 和 IV),而黑芥子苷诱导神经元 III 的模式也呈现典型的浓度梯度反应,0.1, 1.0 和 10 mmol/L 黑芥子苷溶液诱导神经元 III 的反应频率依次显著升高(均 $P < 0.001$) (图 4: B, 神经元 III)。

相对于蔗糖和黑芥子苷,单宁酸诱导侧栓锥感器内所有神经元的总反应强度较低,0.1, 1.0 和 10 mmol/L 单宁酸溶液诱导的总反应频率分别是 23.50 ± 3.23 , 30.11 ± 2.74 和 48.70 ± 5.55 spikes/s,除了高浓度单宁酸溶液诱时的反应频率显著高于 2 mmol/L KCl 以外($P = 0.005$),两个低浓度单宁酸溶液诱导的总反应频率(20.67 ± 0.88 spikes/s) 与对照 2 mmol/L KCl 诱导的反应频率差异均不显著($P = 0.288$) (图 4: C, 总反应)。3 个浓度单宁酸溶液诱导侧栓锥感器内神经元 I 和 IV 的反应强度均较低(图 4: C, 神经元 I 和 IV),而单宁酸诱导神经元 III 的模式也呈现浓度梯度反应趋势;其中,10 mmol/L 单宁酸诱导神经元 III 的反应频率显著高于 0.1 mmol/L 诱导的反应频率($P = 0.005$),而 1.0 mmol/L 单宁酸溶液诱导的反应频率分别与 10 和 0.1

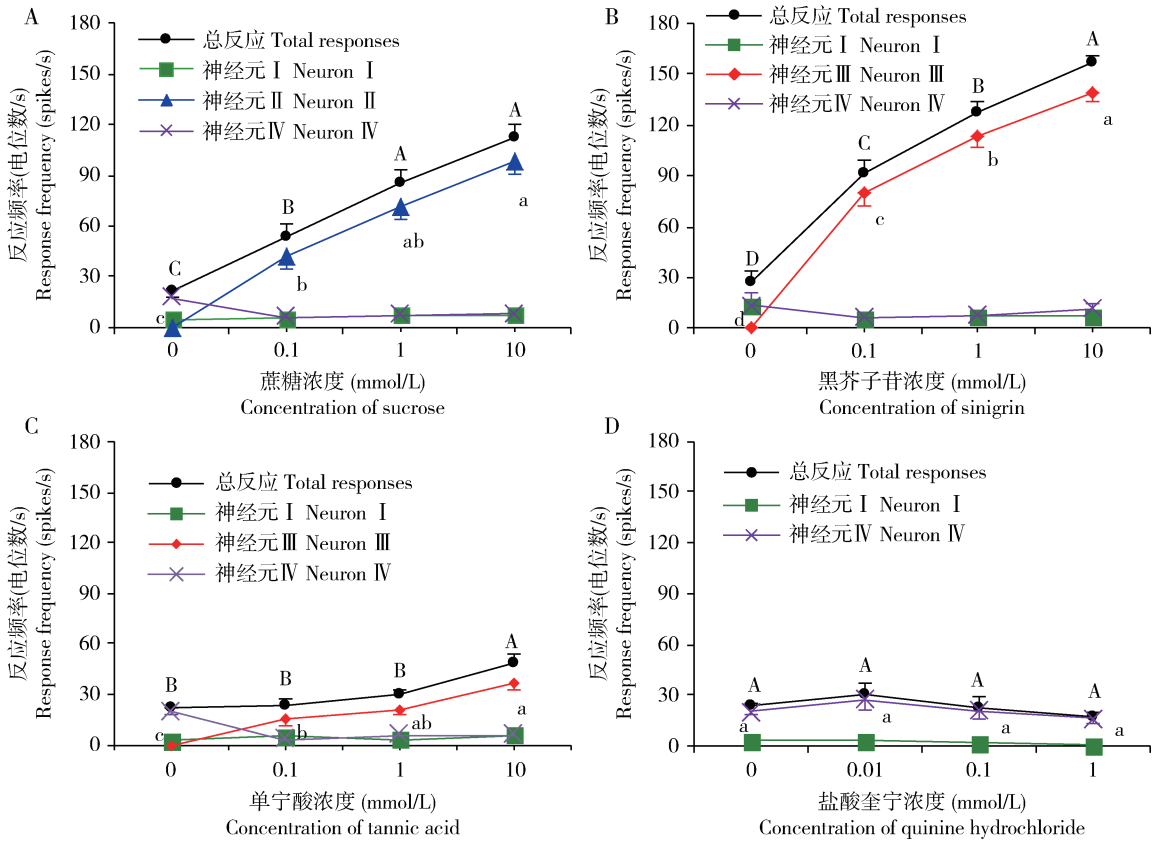


图4 草地贪夜蛾5龄幼虫侧栓锥感器对不同激食素和抑制剂的电生理反应

Fig. 4 Electrophysiological response of the lateral sensillum styloconicum of the 5th instar larvae of *Spodoptera frugiperda* to different phagostimulants and deterrents

A: 蔗糖 Sucrose; B: 黑芥子苷 Sinigrin C: 单宁酸 Tannic acid; D: 盐酸奎宁 Quinine hydrochloride.

mmol/L 单宁酸溶液诱导的反应频率差异均不显著 ($P=0.385$ 和 $P=0.305$) (图4: C, 神经元Ⅲ)。

盐酸奎宁诱导侧栓锥感器的总体反应强度则较低,0.01, 0.1 和 1.0 mmol/L 盐酸奎宁诱导的总反应频率分别是 21.00 ± 1.34 , 18.40 ± 2.66 和 17.88 ± 2.47 spikes/s,其与 2 mmol/L KCl 对照诱导的反应频率(23.33 ± 1.43 spikes/s) 差异均不显著 ($P=0.309$) (图4: D, 总反应)。盐酸奎宁溶液只诱导了侧栓锥感器内神经元 I 和 IV 较弱的反应,且均与对照 2 mmol/L KCl 电解质溶液诱导的反应频率差异不显著 (神经元 I: $P=0.239$; 神经元 IV: $P=0.266$) (图4: D, 神经元 I 和 IV)。

2.4 幼虫对植物代谢物质的取食选择

利用二项叶碟法分别测定了草地贪夜蛾5龄幼虫对蔗糖、黑芥子苷、单宁酸和盐酸奎宁等代谢物质处理的叶碟和对照叶碟的取食选择行为,以分析这些物质对幼虫取食的促进或抑制作用。对于激食素蔗糖,随着蔗糖处理液浓度的升高,幼虫对蔗糖处理叶碟的取食选择指数升高,幼虫对 1.0, 10 和 30

mmol/L 蔗糖处理叶碟的取食选择指数分别为 0.4839 ± 0.0204 , 0.5753 ± 0.0216 和 0.6085 ± 0.0199 。其中,幼虫对 1.0 mmol/L 蔗糖处理和对照叶碟的取食选择指数差异不显著 ($df=142$, $t=0.793$, $P=0.429$),而对 10 和 30 mmol/L 蔗糖处理叶碟的取食选择指数均显著高于对照叶碟 (10 mmol/L 蔗糖处理-对照叶碟: $df=125$, $t=-3.485$, $P=0.001$; 30 mmol/L 蔗糖处理-对照叶碟: $df=117$, $t=-5.468$, $P<0.001$) (图5: A, 对照叶碟-蔗糖处理叶碟)。

而幼虫对于植物次生物质黑芥子苷的取食选择行为模式与蔗糖相反,随着黑芥子苷溶液处理浓度的升高,幼虫对黑芥子苷处理叶碟的取食选择指数逐渐降低,而对照叶碟的取食选择指数逐渐升高 (图5: A, 对照-黑芥子苷处理叶碟)。幼虫对 1, 10 和 30 mmol/L 黑芥子处理叶碟的取食选择指数分别为 0.4971 ± 0.0227 , 0.4126 ± 0.0229 和 0.1642 ± 0.0211 。其中,幼虫对低浓度(1.0 mmol/L) 黑芥子苷处理叶碟和对照叶碟的取食选择指数差异不显著

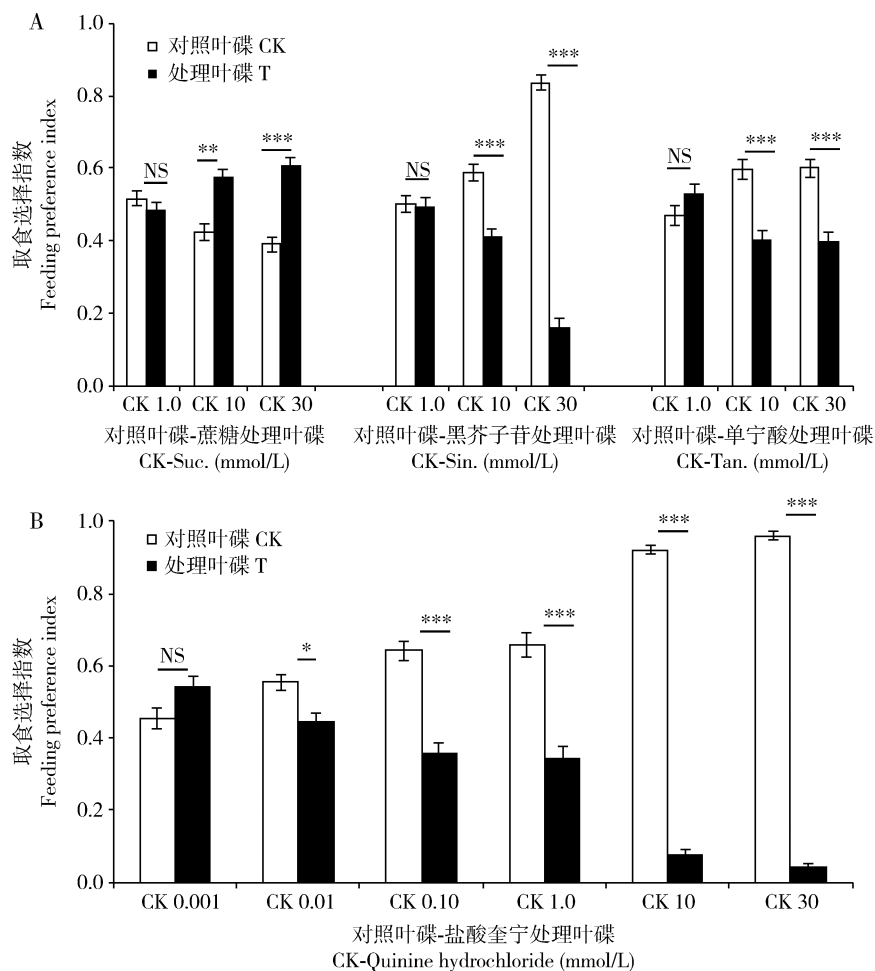


图 5 草地贪夜蛾 5 龄幼虫对激食素和抑制剂的取食选择

Fig. 5 Feeding preference of the 5th instar larvae of *Spodoptera frugiperda* for phagostimulants and deterrents
A: 蔗糖、黑芥子苷和单宁酸 Sucrose, sinigrin, and tannic acid; B: 盐酸奎宁 Quinine hydrochloride. 图中柱状体参数表示幼虫的取食选择参数平均值 $\pm$ 标准误, 柱状体上符号分别表示幼虫对不同浓度刺激物质处理辣椒叶碟 (T) 和蒸馏水处理的对照辣椒叶碟 (CK) 取食选择参数的差异水平 (成对样本 t 检验). Column parameters in the figure are mean $\pm$ SE, and the symbols above the bars show the significance of differences in the mean feeding preference index between different stimuli in different concentrations (T) and for the control pepper leaves treated by distilled water (CK), respectively (paired-sample t -test). *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; NS 无显著差异 No significant difference. Suc.: 蔗糖 Sucrose; Sin.: 黑芥子苷 Sinigrin; Tan.: 单宁酸 Tannic acid.

($df = 127$, $t = 0.129$, $P = 0.897$), 而对 10 和 30 mmol/L 黑芥子苷处理叶碟的取食选择指数均显著低于对照叶碟 (10 mmol/L 黑芥子苷处理-对照叶碟: $df = 139$, $t = 3.823$, $P < 0.001$; 30 mmol/L 黑芥子苷处理-对照叶碟: $df = 119$, $t = 15.948$, $P < 0.001$) (图 5: A, 对照-黑芥子苷处理叶碟)。

幼虫对不同浓度单宁酸处理叶碟的取食选择趋势类似于黑芥子苷, 即随着单宁酸处理液浓度的升高, 幼虫对其的取食选择指数逐渐降低。幼虫对 1, 10 和 30 mmol/L 单宁酸处理叶碟的取食选择指数分别为 0.5303 ± 0.02818 , 0.4015 ± 0.0275 和 0.4003 ± 0.0252 。其中, 幼虫对低浓度 (1.0 mmol/L) 单宁酸处理叶碟和对照叶碟的取食选择指数差

异不显著 ($df = 90$, $t = -1.077$, $P = 0.284$), 而对 10 和 30 mmol/L 单宁酸处理叶碟的取食选择指数均显著低于对照叶碟 (10 mmol/L 单宁酸处理-对照叶碟: $df = 89$, $t = 3.587$, $P = 0.001$; 30 mmol/L 单宁酸处理-对照叶碟: $df = 96$, $t = 3.965$, $P < 0.001$) (图 5: A, 对照-单宁酸处理叶碟)。

相对于黑芥子苷和单宁酸, 盐酸奎宁对幼虫的取食选择行为的抑制能力更强, 最低抑制取食的浓度也最低。我们测定了幼虫对 6 个系列浓度盐酸奎宁处理叶碟的取食选择。结果显示幼虫对 0.001, 0.01, 0.1, 1.0, 10 和 30 mmol/L 盐酸奎宁处理叶碟的取食选择指数分别为 0.5436 ± 0.0289 , 0.4461 ± 0.0217 , 0.3589 ± 0.0269 , 0.3428 ± 0.0336 ,

0.0782 ± 0.0130 和 0.0411 ± 0.0122。其中,草地贪夜蛾幼虫对低浓度(0.001 mmol/L)奎宁处理的叶碟和对照叶碟的取食选择指数差异不显著($df = 82$, $t = -1.509$, $P = 0.135$),而对大于 0.01 mmol/L 处理叶碟的取食选择指数均显著低于对照叶碟(0.01 mmol/L 盐酸奎宁处理-对照叶碟: $df = 105$, $t = 2.486$, $P = 0.014$; 0.1 mmol/L 盐酸奎宁处理-对照叶碟: $df = 94$, $t = 5.242$, $P < 0.001$; 1.0 mmol/L 盐酸奎宁处理和对照叶碟: $df = 63$, $t = 4.675$, $P < 0.001$; 10 mmol/L 盐酸奎宁处理-对照叶碟: $df = 123$, $t = 32.508$, $P < 0.001$; 30 mmol/L 盐酸奎宁处理-对照叶碟: $df = 62$, $t = 37.636$, $P < 0.001$)(图 5: B)。

3 讨论

草地贪夜蛾作为一种典型的杂食性昆虫,能够取食多种寄主植物,已经有研究报道一些含有萘环和呋喃环侧链的化学物质对草地贪夜蛾幼虫有一定的拒食作用(Blaney *et al.*, 1988);此外灌木植物空枝胡椒 *Piper cenocladum* 的酰胺类(amides)次生物质加入到食料后能够延长草地贪夜蛾幼虫的发育历期、降低蛹重和提高死亡率(Dyer *et al.*, 2003),但是并没有关于草地贪夜蛾幼虫对激食素和抑制剂取食行为及其味觉感受基础的报道。本研究结果表明,草地贪夜蛾幼虫能够识别食物中的植物代谢物质,显著趋向取食蔗糖处理的叶碟,而盐酸奎宁、单宁酸和黑芥子苷次生代谢物质则能够抑制草地贪夜蛾幼虫的取食。这些发现类似于其他鳞翅目昆虫如棉铃虫 *H. armigera* (汤清波等, 2015; Wang *et al.*, 2017)、烟芽夜蛾 *H. virescens* (Bernays and Chapman, 2000; Bernays *et al.*, 2000)、玉米蛀茎夜蛾 *Busseola fusca* (Juma *et al.*, 2013)、黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* (Vickerman and de Boer, 2002)、凤蝶科两近缘种昆虫科西嘉凤蝶 *P. hospiton* 和金凤蝶 *P. machaon* (Sollai *et al.*, 2014)等昆虫幼虫对植物代谢物质的取食选择行为:糖类能够促进昆虫幼虫的取食选择行为,而植物次生物质能够抑制幼虫的取食选择行为。最近的研究也发现当玉米和其他几种寄主同时存在时,草地贪夜蛾成虫一般显著趋向在玉米叶片上产卵(李定银等, 2019; 巴吐西等, 2020)。基因分析显示入侵我国的草地贪夜蛾群体祖先可能来自一个水稻型母本和玉米型父本杂交群体的后代,并在演化过程中成为一种特殊的玉米型

(张磊等, 2019a, 2019b)。这些结果说明,虽然草地贪夜蛾食性较广,但是取食具有明显的嗜好,这可能是昆虫长期进化适应不同生境的结果(Kempel *et al.*, 2015),这也为我们利用诱食剂、拒食剂或抑制剂等化学物质防治草地贪夜蛾提供了理论基础。

鳞翅目昆虫幼虫口器下颚外颚叶上的两对栓锥传感器在其取食选择过程中起着决定性的作用(Schoonhoven and van Loon, 2002)。一般认为,一个栓锥传感器内既存在对激食素敏感的味觉受体神经元,又存在对抑制剂敏感的味觉受体神经元(Shields and Mitchell, 1995; Tang *et al.*, 2000; Bernays and Chapman, 2001; Sollai *et al.*, 2014; Tang *et al.*, 2015)。本研究发现,草地贪夜蛾幼虫口器中栓锥传感器和侧栓锥传感器对几种植物代谢物质的电生理呈现如下特点:(1)两类传感器内都存在对蔗糖、黑芥子苷和单宁酸敏感的受体神经元;(2)两类传感器对蔗糖、黑芥子苷和单宁酸的反应都呈正向的浓度梯度反应,相对于蔗糖和黑芥子苷,单宁酸诱导的反应强度较低;(3)中栓锥传感器和侧栓锥传感器对不同浓度的蔗糖呈现相似的动态反应,两种传感器对单宁酸也呈现相似的动态反应;(4)但是,侧栓锥传感器对黑芥子苷的反应强度总体高于中栓锥传感器对黑芥子苷的反应强度;(5)盐酸奎宁诱导栓锥传感器的反应模式不同于以上 3 种化合物,侧栓锥传感器对盐酸奎宁不敏感,而中栓锥传感器则对盐酸奎宁的反应呈现逆浓度梯度反应;(6)一种刺激物质溶液一般能够激活幼虫栓锥传感器内 3 个神经元的活性,但是只有对该刺激物质敏感的神经元(蔗糖敏感的神经元或抑制剂敏感的神经元)的活性较强。草地贪夜蛾幼虫味觉反应的这些特点和其他鳞翅目昆虫既有相似之处,也有不同之处,已知棉铃虫、烟青虫(Tang *et al.*, 2015)、家蚕 *Bombyx mori* (Zhang *et al.*, 2013)、云杉卷叶蛾 *Choristoneura fumiferana* (Albert, 2003)幼虫的中栓锥传感器内不存在对蔗糖敏感的受体神经元,而侧栓锥传感器内存在对蔗糖敏感的受体神经元;烟芽夜蛾 *H. virescens* 幼虫则中栓锥传感器内存在对蔗糖敏感的受体神经元,侧栓锥传感器内不存在对蔗糖敏感的受体神经元;而玉米蛀茎夜蛾 *Busseola fusca* 中栓锥传感器和侧栓锥传感器都存在对蔗糖敏感的受体神经元,但是两类栓锥的反应模式存在较大差异(Juma *et al.*, 2013)。我们的研究结果进一步说明不同鳞翅目幼虫口器下颚叶上的栓锥味觉传感器的反应谱既有共性,也有特异性,而筛选激食素和抑制剂则须具体对待,以不同昆虫种类而定。

昆虫在取食选择过程中,能够“权衡”寄主植物,当不存在最佳的寄主植物时,能够趋向取食可以接受的植物(Kelling *et al.*, 1990; Weiss *et al.*, 2011)。即使多食性的昆虫,其对不同的寄主植物依然存在优先选择顺序(Omand, 1971)。如当存在棉花和辣椒叶片时,棉铃虫幼虫总是显著趋向选择取食棉花叶片(Tang *et al.*, 2006);当存在烟草、棉花和辣椒3种植物叶片时,棉铃虫幼虫最趋向取食烟草,其次是棉花,而辣椒则最少(Wang *et al.*, 2017)。鳞翅目昆虫幼虫的这种取食选择行为往往是其味觉感受系统“整合”寄主植物中的“激食素”和“抑制剂”信息的结果。当寄主植物中激食素浓度相对较高、而抑制剂浓度相对较低时则取食该寄主植物;而寄主植物中激食素浓度相对较低、而抑制剂浓度相对较高时则拒绝取食该寄主植物(Sollai *et al.*, 2014)。这种“整合”一般发生在两个水平,第1个水平在外周神经系统及外周味觉感器上,外周味觉感器内的味觉受体神经元能够识别植物的不同刺激物质,这种识别具有“质”(物质类别)和“量”(浓度)的特性,且味觉受体神经元之间具有“相互增效”或“相互抑制”的作用(Bernays and Chapman, 2000; Sollai *et al.*, 2017);而第2个水平发生在中枢神经系统上,中枢神经系统内的神经元能够接收、传导和“整合”传入味觉信息,并最终决定幼虫是否取食寄主植物(Keene and Masek, 2012; Chu *et al.*, 2014)。本研究不仅在外周神经系统神经元敏感性的水平上,而且在这些物质诱导幼虫取食选择行为活性的水平上(激食或抑制取食)发现草地贪夜蛾幼虫对蔗糖(神经元Ⅱ)、黑芥子苷(神经元Ⅲ)和单宁酸(神经元Ⅲ)的味觉敏感性呈现浓度梯度反应的特点,说明这些物质诱导草地贪夜蛾幼虫的味觉感受趋势和行为反应趋势是一致的,表明幼虫对这几种植物的取食选择是建立在其味觉敏感性的基础之上。

但是,本研究发现不同浓度盐酸奎宁诱导幼虫中栓锥感器味觉反应的趋势与取食选择行为的趋势不一致,幼虫对盐酸奎宁味觉电生理反应的趋势是逆浓度梯度反应,而盐酸奎宁对幼虫取食的抑制作用却随着浓度的升高而增强。这种现象可能有几方面的原因:(1)幼虫对盐酸奎宁的取食可能与外周味觉感器的感受没有关系,其可能决定于幼虫消化系统内的味觉受体或者取决于“消化后”的反馈机制,如幼虫取食一些有毒的次生物质后,其中肠内的免疫机制或消化反馈机制能够把这些信息反馈到中

枢神经系统,中枢神经系统再作出拒绝取食的决定(Amakawa, 2001);(2)幼虫口器上可能还存在一些味觉感受器,能够特异感受到不同浓度的盐酸奎宁信息,并把这些信息传导到中枢神经系统。如鳞翅目幼虫下颚外颚须上还存在个别非典型的味觉感器,这些味觉感器也能感受到一些植物的化学信息,但是这些味觉感器的感受往往不在取食选择中起着决定性的作用,其功能一般是对下颚外颚叶上栓锥感器的感受起辅助作用(Albert, 2003)。

我们也不否认幼虫在取食选择时,嗅觉可能起着辅助的作用。鳞翅目幼虫头部触角转节上生有若干锥形感器(sensillum basiconicum)和刺形感器(sensillum chaeticum),而鞭节上生有锥形感器和栓锥形感器等(Liu *et al.*, 2011)。一般认为,锥形感器与嗅觉相关,而刺形感器和栓锥形感器可能与味觉和温度感觉相关(Dethier and Schoonhoven, 1969);此外,幼虫特化的下颚须端部也生有与嗅觉相关的感受器(Albert, 2003)。昆虫嗅觉感器内嗅觉感受神经元(olfactory sensory neuron, OSN)的数目因昆虫种类和器官而异,OSN上的嗅觉受体(olfactory receptor, OR)对挥发性气味的编码也与OR性质和气味的性质相关,一个OR可以编码多个气味,而一种气味可以激活多个OR(Chang *et al.*, 2016; Di *et al.*, 2017; Haverkamp *et al.*, 2018)。

本研究首次对重大农业入侵害虫草地贪夜蛾对典型的取食激食素和抑制剂的味觉感受和取食行为作了初步阐述,不但在行为上发现蔗糖可以作为该害虫的激食素候选物质,黑芥子苷、单宁酸和盐酸奎宁可以作为取食抑制剂,并且在味觉感受机制上分析了幼虫对这些物质的电生理反应特点。这些结果可以为我们充分利用害虫激食素诱集害虫以及利用抑制剂抑制害虫的取食来控制草地贪夜蛾的危害奠定理论基础。例如,0.001 mmol/L 盐酸奎宁就可以显著抑制草地贪夜蛾幼虫的取食选择。但是,鉴于不同寄主植物次生物质的多样性,未来还可以继续筛选一些可能有效的草地贪夜蛾取食激食素和抑制剂;此外,对这些物质诱导昆虫味觉感受的深入机制也有待于继续探索。在此基础上,研究不同取食激食素或抑制剂混合物的增效作用及其机理也可能是筛选活性物质的一个研究方向。

参考文献 (References)

Albert PJ, 2003. Electrophysiological responses to sucrose from a gustatory sensillum on the larval maxillary palp of the spruce

- budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Insect Physiol.*, 49(8): 733–738.
- Amakawa T, 2001. Effects of age and blood sugar levels on the proboscis extension of the blow fly *Phormia regina*. *J. Insect Physiol.*, 47(2): 195–203.
- Ba TX, Zhang YH, Zhang Z, Guan DD, Li CC, Ji SY, Yin XT, Zhang AH, Tang QB, Liu YH, Li XR, Zhu X, 2020. The host preference and population life tables of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed on maize and wheat. *Plant Prot.*, 46(1): 17–23. [巴吐西, 张云慧, 张智, 关豆豆, 李翠翠, 季昭云, 殷新田, 张爱环, 汤清波, 刘延辉, 李祥瑞, 朱勋, 2020. 草地贪夜蛾对小麦和玉米的产卵选择性及其种群生命表. 植物保护, 46(1): 17–23]
- Bernays EA, Chapman RF, 2000. A neurophysiological study of sensitivity to a feeding deterrent in two sister species of *Heliothis* with different diet breadths. *J. Insect Physiol.*, 46(6): 905–912.
- Bernays EA, Chapman RF, 2001. Electrophysiological responses of taste cells to nutrient mixtures in the polyphagous caterpillar of *Grammia geneura*. *J. Comp. Physiol. A*, 187(3): 205–213.
- Bernays EA, Oppenheim S, Chapman RF, Kwon H, Gould F, 2000. Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists: a behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars. *J. Chem. Ecol.*, 26(2): 547–563.
- Blaney WM, Simmonds MSJ, Ley SV, Jones PS, 1988. Insect antifeedants: a behavioural and electrophysiological investigation of natural and synthetically derived clerodane diterpenoids. *Entomol. Exp. Appl.*, 46(3): 267–274.
- Chang H, Guo M, Wang B, Liu Y, Dong S, Wang G, 2016. Sensillar expression and responses of olfactory receptors reveal different peripheral coding in two *Helicoverpa* species using the same pheromone components. *Sci. Rep.*, 6: 18742.
- Chu B, Chui V, Mann K, Gordon MD, 2014. Presynaptic gain control drives sweet and bitter taste integration in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 24(17): 1978–1984.
- Dethier VG, Schoonhoven LM, 1969. Olfactory coding by lepidopterous larvae. *Entomol. Exp. Appl.*, 12(5): 535–543.
- Di C, Ning C, Huang LQ, Wang CZ, 2017. Design of larval chemical attractants based on odorant response spectra of odorant receptors in the cotton bollworm. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 84: 48–62.
- Dyer LA, Dodson CD, Stireman JO, Tobler MA, Smilanich AM, Fincher RM, Letourneau DK, 2003. Synergistic effects of three Piper amides on generalist and specialist herbivores. *J. Chem. Ecol.*, 29(11): 2499–2514.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2018. Integrated Management of the Fall Armyworm on Maize. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome.
- Guo JF, Zhao JZ, He KL, Zhang F, Wang ZY, 2018. Potential invasion of the crop-devastating insect pest fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to China. *Plant Prot.*, 44(6): 1–10. [郭井菲, 赵建周, 何康来, 张峰, 王振营, 2018. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国. 植物保护, 44(6): 1–10]
- Haverkamp A, Hansson BS, Knaden M, 2018. Combinatorial codes and labeled lines: How insects use olfactory cues to find and judge food, mates, and oviposition sites in complex environments. *Front. Physiol.*, 9: 49.
- Johnson SJ, 1987. Migration and the life history strategy of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in the western hemisphere. *Int. J. Trop. Insect Sci.*, 8(4–5-6): 543–549.
- Juma G, Thiongo M, Dutaur L, Rharrabe K, Marion-Poll F, Le Ru B, Magoma G, Silvain JF, Calatayud PA, 2013. Two sugar isomers influence host plant acceptance by a cereal caterpillar pest. *Bull. Entomol. Res.*, 103(1): 20–28.
- Keene AC, Masek P, 2012. Optogenetic induction of aversive taste memory. *Neuroscience*, 222: 173–180.
- Kelling ST, Halpern BP, Eisner T, 1990. Gustatory sensitivity of an anuran to cantharidin. *Experientia*, 46(7): 763–764.
- Kempel A, Razanajatovo M, Stein C, Unsicker SB, Auge H, Weisser WW, Fischer M, Prati D, 2015. Herbivore preference drives plant community composition. *Ecology*, 96(11): 2923–2934.
- Li DY, Zhi JR, Zhang T, Ye JQ, Yu YC, Hu CX, 2019. Preference of *Spodoptera frugiperda* to four host plants. *Plant Prot.*, 45(6): 50–54. [李定银, 郑军锐, 张涛, 叶佳琴, 禹云超, 胡朝兴, 2019. 草地贪夜蛾对4种寄主植物的偏好性. 植物保护, 45(6): 50–54]
- Liu Z, Hua BZ, Liu L, 2011. Ultrastructure of the sensilla on larval antennae and mouthparts in the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae). *Micron*, 42(5): 478–483.
- Mitchell BK, Itagaki H, Rivet MP, 1999. Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microsc. Res. Tech.*, 47(6): 401–415.
- Omand E, 1971. A peripheral sensory basis for behavioral regulation. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 38(2): 265–278.
- Roessingh P, Hora KH, van Loon JJA, Menken SBJ, 1999. Evolution of gustatory sensitivity in *Yponomeuta* caterpillars: sensitivity to the stereo-isomers dulcitol and sorbitol is localised in a single sensory cell. *J. Comp. Physiol. A*, 184(1): 119–126.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, 2002. An inventory of taste in caterpillars: each species is its own key. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 48(Suppl. 1): 215–263.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dick M, 2005. Insect-Plant Biology. 2nd ed. Oxford University Press, New York. 183–197.
- Shields VDC, Mitchell BK, 1995. Responses of maxillary styloconic receptors to stimulation by sinigrin, sucrose and inositol in two crucifer-feeding, polyphagous lepidopterous species. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 347(1322): 447–457.
- Simmonds MSJ, Blaney WM, 1991. Gustatory codes in lepidopterous larvae. *Symp. Biol. Hung.*, 39: 17–27.
- Sollai G, Biolchini M, Solari P, Cmrnar R, 2017. Chemosensory basis of larval performance of *Papilio hospiton* on different host plants. *J. Insect Physiol.*, 99: 47–57.
- Sollai G, Tomassini Barbarossa I, Masala C, Solari P, Cmrnar R, 2014. Gustatory sensitivity and food acceptance in two phylogenetically

closely related papilionid species: *Papilio hospiton* and *Papilio machaon*. *PLoS ONE*, 9(6): e100675.

Tang DL, Wang CZ, Luo LE, Qin JD, 2000. Comparative study on the responses of maxillary sensilla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and oriental tobacco budworm *H. assulta* larvae to phytochemicals. *Sci. China C Life Sci.*, 43(6): 606–612.

Tang QB, Dang J, Zhan H, Cao H, Zhao XC, Yan FM, 2015. Gustatory electrophysiology responses and feeding preference behaviors of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *H. assulta* (Guenée) larvae to secondary plant substances. *J. Henan Agric. Univ.*, 49(1): 61–67. [汤清波, 党静, 詹欢, 曹欢, 赵新成, 闫凤鸣, 2015. 棉铃虫和烟青虫幼虫对植物次生代谢物质的味觉电生理反应和取食选择行为. 河南农业大学学报, 49(1): 61–67]

Tang QB, Hong ZZ, Cao H, Yan FM, Zhao XC, 2015. Characteristics of morphology, electrophysiology, and central projections of two sensilla styloconica in *Helicoverpa assulta* larvae. *Neuroreport*, 26(12): 703–711.

Tang QB, Jiang JW, Yan YH, van Loon JJA, Wang CZ, 2006. Genetic analysis of larval host-plant preference in two sibling species of *Helicoverpa*. *Entomol. Exp. Appl.*, 118(3): 221–228.

Tang QB, Wang CZ, 2007. Leaf disc test used in caterpillar feeding preference study. *Chin. Bull. Entomol.*, 44(6): 912–915. [汤清波, 王琛柱, 2007. 一种测定鳞翅目幼虫取食选择的方法——叶碟法及其改进和注意事项. 昆虫知识, 44(6): 912–915]

Tang QB, Zhan H, Cao H, Berg BG, Yan FM, Zhao XC, 2014. Central projections of gustatory receptor neurons in the medial and the lateral sensilla styloconica of *Helicoverpa armigera* larvae. *PLoS ONE*, 9(4): e95401.

Todd EL, Poole RW, 1980. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73(6): 722–738.

van Loon JJA, 1990. Chemoreception of phenolic acids and flavonoids in larvae of two species of *Pieris*. *J. Comp. Physiol. A*, 166(6): 889–899.

Vickerman DB, de Boer G, 2002. Maintenance of narrow diet breadth in the monarch butterfly caterpillar: response to various plant species and chemicals. *Entomol. Exp. Appl.*, 104(2–3): 255–269.

Wang Y, Ma Y, Zhou DS, Gao SX, Zhao XC, Tang QB, Wang CZ, van Loon JJA, 2017. Higher plasticity in feeding preference of a generalist than a specialist: experiments with two closely related *Helicoverpa* species. *Sci. Rep.*, 7(1): 17876.

Weiss LA, Dahanukar A, Kwon JY, Banerjee D, Carlson JR, 2011. The molecular and cellular basis of bitter taste in *Drosophila*. *Neuron*, 69(2): 258–272.

Wu QL, Jiang YY, Wu KM, 2019. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China. *Plant Prot.*, 45(2): 1–6. [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1–6]

Zhang HJ, Faucher CP, Anderson A, Berna AZ, Trowell S, Chen QM, Xia QY, Chyb S, 2013. Comparisons of contact chemoreception and food acceptance by larvae of polyphagous *Helicoverpa armigera* and oligophagous *Bombyx mori*. *J. Chem. Ecol.*, 39(8): 1070–1080.

Zhang L, Jin MH, Zhang DD, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT, 2019a. Molecular identification of invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province. *Plant Prot.*, 45(2): 19–24. [张磊, 靳明辉, 张丹丹, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛, 2019a. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定. 植物保护, 45(2): 19–24]

Zhang L, Liu B, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT, 2019b. Molecular characterization analysis of fall armyworm populations in China. *Plant Prot.*, 45(4): 20–27. [张磊, 柳贝, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛, 2019b. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析. 植物保护, 45(4): 20–27]

(责任编辑：赵利辉)